

Espèces nouvelles de Florarctinae de l'Atlantique Nord-Est et du Pacifique Sud (Tardigrada, Arthrotardigrada)

par Jeanne RENAUD-MORNANT

Résumé. — Description de quatre espèces nouvelles de Florarctinae (Arthrotardigrada) : *Wingstrandarctus crypticus* n. sp., *Florarctus asper* n. sp. de Nouvelle-Calédonie; *Fl. stellatus* n. sp. des îles de la Société (Polynésie); *Fl. acer* n. sp. de l'Atlantique Nord-Est (France). La description originale de *W. intermedius* (Renaud-Mornant, 1967) est complétée. Les tendances évolutives sont discutées au sein de la sous-famille des Florarctinae.

Abstract. — Four new Florarctinae are described : *Wingstrandarctus crypticus* n. sp., *Florarctus asper* n. sp. from New Caledonia; *Fl. stellatus* n. sp. from Society Islands (Polynesia); *Fl. acer* n. sp. from NE Atlantic coast of France. *W. intermedius* (Renaud-Mornant, 1967) original description is supplemented. Evolutionary trends in the Florarctinae subfamily are discussed.

J. RENAUD-MORNANT, *Muséum national d'Histoire naturelle, UA 699 CNRS, Biologie des Invertébrés marins, 57, rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05.*

INTRODUCTION

Les récoltes de méiofaune effectuées par B. THOMASSIN en Nouvelle-Calédonie, J. GRELET à Moorea (Polynésie) et R. M. KRISTENSEN à Roscoff (Manche) ont permis l'étude de diverses formes littorales de Florarctinae. Des travaux récents (RENAUD-MORNANT, 1982; KRISTENSEN, 1984) sur de nouveaux genres laissent présager une grande diversité dans cette sous-famille. L'examen approfondi de certaines espèces réputées cosmopolites a déjà révélé des différences morphologiques permettant de séparer des espèces nouvelles (RENAUD-MORNANT, 1987). Les variants étudiés ici illustrent des phénomènes de spéciation vraisemblablement liés à l'allopatrie et révèlent le potentiel évolutif des Florarctinae.

I. RÉSULTATS TAXONOMIQUES

Famille HALECHINISCIDAE Thulin, 1928

DIAGNOSE : Arthrotardigrades sans plaques; appendices céphaliques complets, adultes avec pattes terminées par quatre doigts, chacun portant une griffe.

GENRE ET ESPÈCE-TYPES : *Halechiniscus gutteli* Richters, 1908.

Sous-famille FLORARCTINAE Renaud-Mornant, 1982

DIAGNOSE (emend. KRISTENSEN, 1984) : Halechiniscidae avec expansions aliformes sur le pourtour du corps. Assortiment complet d'appendices céphaliques avec clavas secondaires transformées en papilles autour de la bouche. Quatre doigts avec griffes présents chez l'adulte, doigts externes avec pédoncule en forme de crosse arrondie dans le tarse, griffes avec calcar externe. Femelles avec deux réceptacles séminaux, chacun consistant en une vésicule sphérique et un conduit génital en forme de S.

GENRE-TYPE : *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965.

Cette sous-famille, créée pour inclure les genres *Ligiarctus* Renaud-Mornant, 1982, et *Florarctus*, s'est accrue du genre *Wingstrandarctus* Kristensen, 1984, qui est très étroitement lié à *Fl. hulingsi* Renaud-Mornant, 1976.

Genre WINGSTRANDARCTUS Kristensen, 1984

DIAGNOSE : Alae présentes à tous les stades sauf pour la larve à deux doigts qui est du type *Halechiniscus*; alae simples formées de la seule procuticule dorsale. Griffes simples ou avec calcar externe; griffe externe formée d'une seule pièce. Pédoncule en crochet dans les doigts externes. Vésicules céphaliques au nombre de trois ou absentes. Réceptacles séminaux et spermatozoïdes du type Florarctinae. Glandes segmentaires et glandes épidermiques présentes à tous les « segments ».

ESPÈCE-TYPE : *Wingstrandarctus corallinus* Kristensen, 1984.

A ce genre qu'il a décrit de la Grande Barrière (Australie), KRISTENSEN a rattaché une forme de Nouvelle-Calédonie : *Halechiniscus intermedius* Renaud-Mornant, 1967, en une nouvelle combinaison, *Wingstrandarctus intermedius*, parfaitement justifiée.

Les récoltes de B. THOMASSIN en Nouvelle-Calédonie ont livré une espèce nouvelle, proche de *W. intermedius*; les provenances étant voisines, il était intéressant de réactualiser consécutivement la description déjà ancienne de *W. intermedius* à la lumière du travail détaillé de KRISTENSEN (1984) sur ce genre.

Wingstrandarctus crypticus n. sp.

(Fig. 1, 2)

DIAGNOSE : Tête avec une paire de vésicules céphaliques contenant des organismes bactériens symbiontes. Cuticule dorsale mamelonnée, couverte de débris principalement sableux, déposés également sur ou sous les alae, celles-ci au nombre de 6 : 2 paires latérales, dont la latéro-postérieure possède un rebord épaissi au-dessus de l'insertion de la P4, une antérieure de faible taille et une caudale arrondie. Lobes des clavas secondaires bien séparés en avant de la bouche. Griffes simples, subgales en forme de croissant et avec petit calcar externe. Soies sensorielles sur P1, P2, P3, papille en S sur P4.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *crypticus* = caché, se rapportant au revêtement de la cuticule.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AR 587; allotype : un mâle adulte, MNHN AR 587b; paratypes : un juvénile (♂?), MNHN AR 586; 2 mâles, MNHN AR 587c et AR 584.

LOCALITÉ-TYPE : Récif Croissant, intertidal, lagon sud-ouest, Nouvelle-Calédonie, 166°29' E-22°28' S. Coll. B. THOMASSIN 1981.

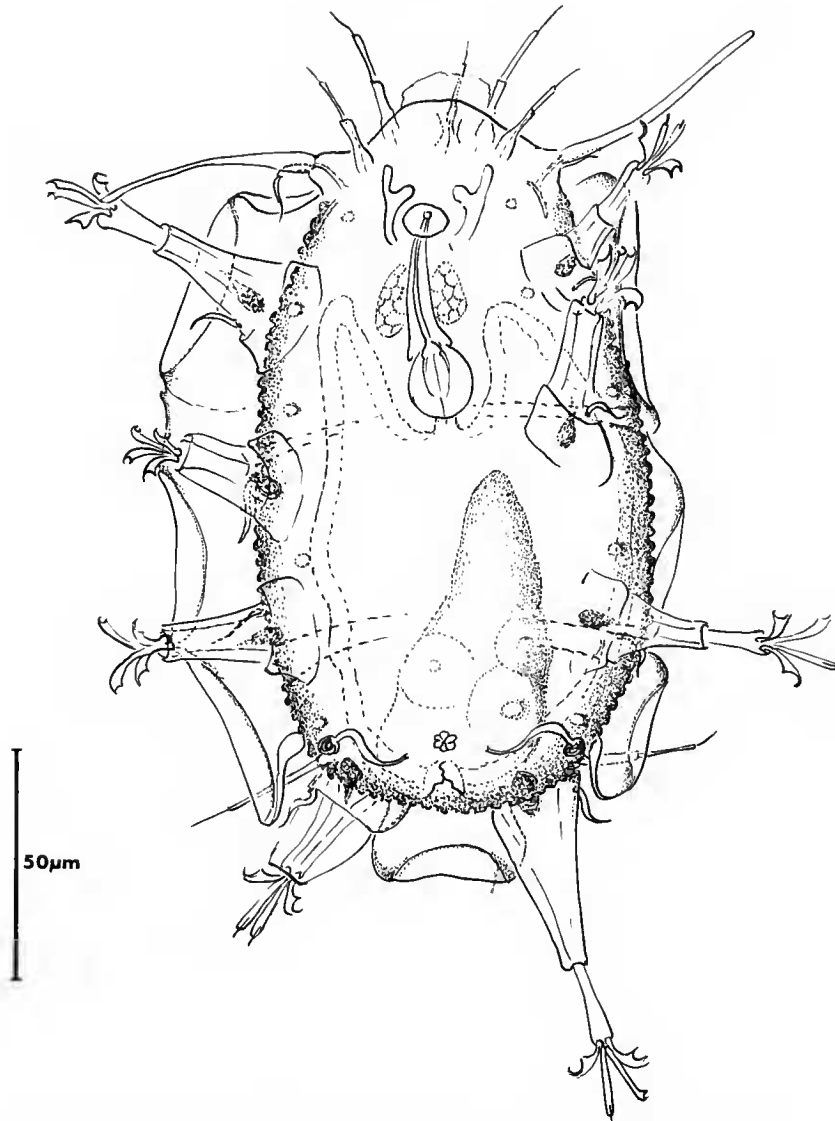


FIG. 1. — *Wingstrandarctus crypticus* n. sp. : holotype, femelle, vue ventrale.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Le corps ovoïde mesure $150\ \mu\text{m}$ de long sur 85 de large (à la hauteur de l'insertion P2-P3), alae exceptées. Tête conique non séparée du corps par une constriction. La cuticule dorsale mamelonnée présente des replis en arrière de la tête et de l'insertion des trois premières paires de pattes. Les alae sont étroites (latérales de $20\ \mu\text{m}$), la plupart du temps

avec un revêtement de débris sableux et des bords repliés ventralement ; l'ala caudale, arrondie, ne recouvre pas la P4. Un épaississement en forme de grosse épine recourbée est situé à la base des alae latéro-postérieures. L'ala frontale n'est représentée que par la simple cuticule céphalique avec plage muqueuse, recouverte de débris. Les organes sensoriels (à l'exception des clavas), sont fixés sur un faible cirrophore et comprennent scapus, flagellum et pointe effilée distale dont les mesures sont données ici à la suite de la longueur totale : cirre médian situé très en avant sur la tête : $21\mu\text{m}$ (5, 13, 3); cirres médians internes : $33\mu\text{m}$ (10, 19, 4); cirres médians externes : $24\mu\text{m}$ (9, 11, 14); cirre A : $26\mu\text{m}$ (10, 12, 4), avec, insérée sur le même cirrophore, la clava (de $50\mu\text{m}$) porteuse d'un double organe de Van der Land. Les clavas secondaires, en forme de Y, s'étalent autour de la bouche sans que les branches internes se rejoignent. Les organes des sens coxaux sur P1, P2 et P3 mesurent 11, 10 et $9\mu\text{m}$ respectivement. La papille P4 porteuse d'un organe de Van der Land est en forme de S et longue de $10\mu\text{m}$. Le cirre E porté par un cirrophore possède un scapus en mamelon ($8\mu\text{m}$), un flagellum ($18\mu\text{m}$) et une pointe distale ($8\mu\text{m}$).

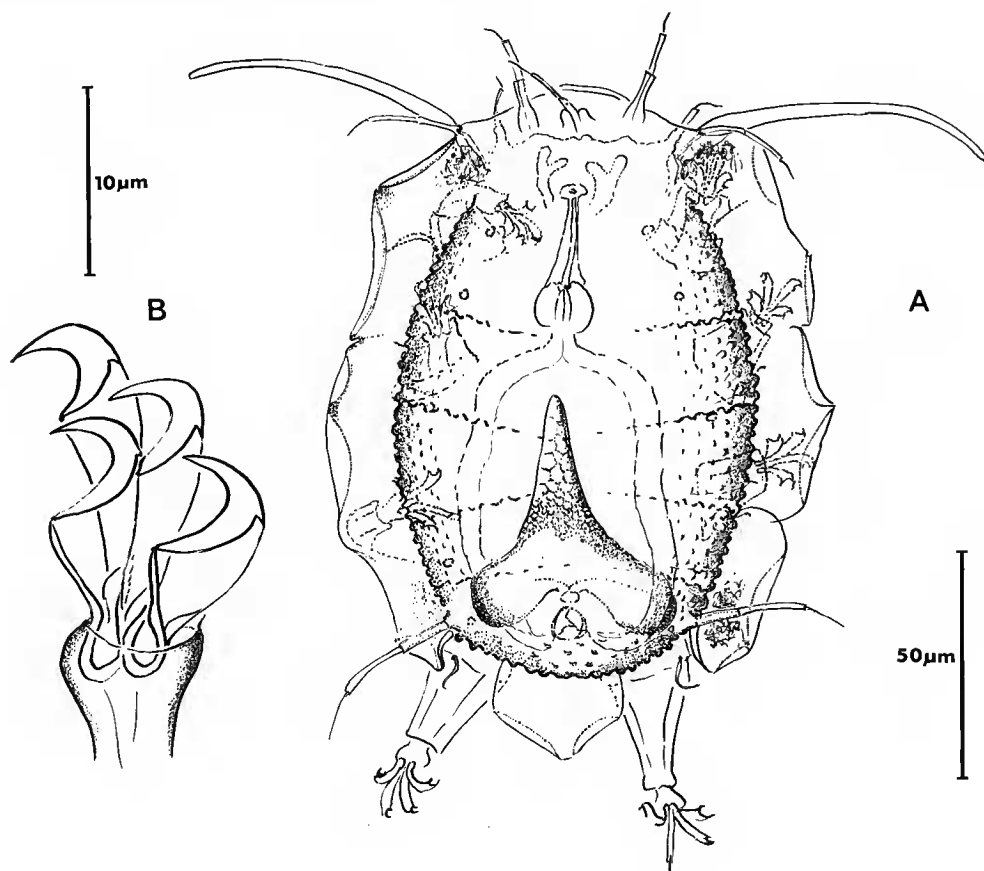


FIG. 2. — *Wingstrandarctus crypticus* n. sp. : allotype, mâle, vue dorsale.

Les doigts sont de morphologie conforme à celle observée chez les *Florarctinae*; les doigts externes, plus courts, sont armés d'un pédoncule formant un crochet arrondi à la base du tarse; les griffes, avec un faible calcar externe, sont de taille très semblable et en forme de croissant (fig. 2, B).

Morphologie interne : Le cerveau très étiré latéralement n'occupe que le tiers antérieur de la partie céphalique. La bouche s'ouvre ventralement dans la partie médiane de la tête. Les stylets (30 μm), avec furca basale, flanquent le tube buccal étroit, long de 28 μm . Le bulbe, avec trois placoïdes fins, mesure 17 μm de diamètre. Un œsophage bulbeux lui fait suite. L'estomac est peu visible et à faibles diverticules. L'anus, trifide, est nettement ventral. Deux vésicules piriformes contenant vraisemblablement des bactéries (1 à 2 μm) sont présentes de part et d'autre de la bouche à proximité du cirrophore portant cirre A et clava. Cinq paires de glandes de 2 à 3 μm de diamètre s'observent au niveau de la tête et de chaque paire de pattes. L'ovaire s'étend de l'insertion des P3 jusqu'au bord postérieur dorsal et contient des ovules de 15, 20 et 25 μm de diamètre. Des vésicules séminales (4 μm de diamètre) remplies de sperme flagellé, en peloton, sont situées dorsalement au-dessus de l'insertion des P4. Les vagins décrivent une boucle vers le bas pour déboucher, par un orifice très fin, à 10 μm en dessous du gonopore en rosette.

DESCRIPTION DE L'ALLOTYPE MÂLE

Le corps mesure 187 μm de long sur 95 de large. Les alae sont fortement recouvertes d'éléments fins sableux, notamment l'ala caudale et la lame alaire frontale. Le dimorphisme sexuel portant sur la clava primaire est peu accentué puisque celle-ci mesure 66 μm pour une taille correspondante de l'animal de 187 μm . Cependant, il a été possible de voir que chez un jeune mâle de 129 μm cet organe atteignait déjà 67 μm (fig. 2,A). Il se pourrait donc que la taille de la clava, acquise à la mue de différenciation, ne soit plus synchronisée avec la taille de l'adulte au cours des mues de maturité chez le mâle. Les vésicules porteuses de bactéries n'ont pas été vues mais sont présentes chez les paratypes mâles. Le testicule de forme triangulaire possède deux vastes vésicules séminales latérales, pleines de spermatides à flagelle et qui s'ouvrent ventralement dans un gonopore cylindrique situé à moins de 10 μm au-dessus de l'anus.

DISCUSSION

Wingstrandarctus crypticus n. sp. appartient bien au genre décrit par KRISTENSEN (1984) par la morphologie de la cuticule dorsale, l'agencement des alae, la disposition non jointive des clavas secondaires; mais il se distingue de l'espèce-type et de *W. intermedius* essentiellement par des griffes simples, alors que ces deux espèces possèdent une épine accessoire aux doigts internes. De plus, les conduits génitaux ont une forme différente de celle rencontrée chez les deux autres espèces de *Wingstrandarctus*. Enfin, un caractère évolutif important, annonçant les divers caestus (RENAUD-MORNANT, 1987) présents chez les *Florarctus* (sauf chez *Fl. hulingsi*), s'observe chez l'espèce nouvelle sous forme d'épaississement cuticulaire soutenant la base des alae latéro-postérieures. Cet ensemble de caractères l'isole des autres espèces du genre.

Wingstrandarctus intermedius (Renaud-Mornant, 1967)

(Fig. 3)

DIAGNOSE (emend.) : Cuticule dorsale fortement mamelonnée. Cinq alae présentes, ala caudale bilobée. Lobes médians des clavas secondaires courts et non joints. Trois vésicules céphaliques avec bactéries. Supports de stylets présents. Organes sensoriels sur toutes les pattes, plus longs sur P1, en forme de S sur P4. Griffes simples, faible calcar sur griffes externes, épines accessoires sur griffes internes. Pédoncules à crochet en boucle dans les doigts externes. Conduits génitaux en S aplati.

MATÉRIEL RÉEXAMINÉ : Type et paratype, MNHN, Paris, AA 1281 et AA 1282. Nouvelle-Calédonie, Fond Blanc, Grand Ténia, 22°00'30" S-165°56'48" E.

Les observations complémentaires confirment la présence d'une cuticule dorsale fortement mamelonnée et l'existence d'un épaissement cuticulaire à la base des alae latéro-postérieures. Celui-ci, plus faible que celui observé chez l'espèce précédente, forme un arc peu marqué. Les clavas secondaires dont la présence est quasi générale chez la plupart des Arthrotardigrada (KRISTENSEN, 1981) ont pu être observées chez *W. intermedius*. La branche médiane en avant de la bouche est relativement courte par rapport à la branche externe (fig. 3, B). Les soies sensorielles existent sur les trois premières paires de pattes, avec les dimensions respectives de 19, 16 et 14 μm . Un organe de Van der Land a été décelé sur la papille P4. Le réexamen des griffes montre qu'elles sont simples. Les griffes internes, plus petites, possèdent une épine accessoire, les griffes externes une très faible ébauche de calcar (fig. 3, C). Les réceptacles

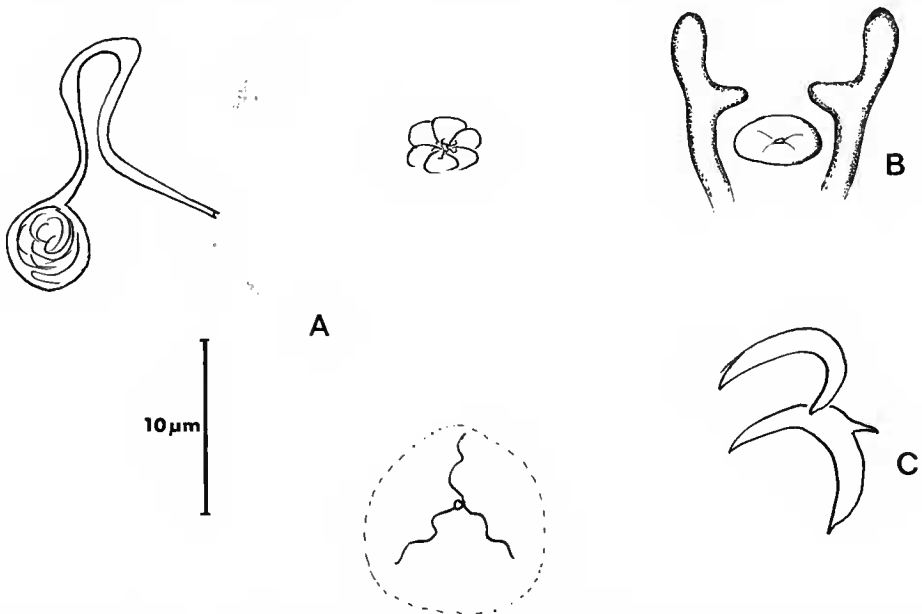


FIG. 3. — *Wingstrandarctus intermedius* : A, vagin, réceptacle séminal, gonopore et anus; B, clavas secondaires et bouche; C, griffes interne et externe. (Échelle pour A et C.)

séminaux sont prolongés par un conduit très fin en forme de S, plus contourné que chez l'espèce-type (fig. 3, A). Les glandes segmentaires ont une disposition et un nombre équivalents à ceux décrits chez les autres espèces du genre.

Genre **FLORARCTUS** Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965

DIAGNOSE : Larges expansions aliformes, lobées, latérales ou postérieures au nombre de trois ou de cinq, recouvrant plus ou moins les pattes. Ala caudale pouvant être remplacée par une formation pourvue d'épines. Expansions procuticulaires (caestus) généralement présentes sous les alae. Doigts externes plus courts avec griffe portant une pièce distale en aviculaire. Doigts internes avec griffe simples et épine accessoire.

ESPÈCE-TYPE : *Florarctus heimi* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965.

Florarctus stellatus n. sp.

(Fig. 4, 5)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec deux paires d'alae latérales, les antérieures étant les plus longues et s'étendant jusqu'aux attaches des P3 et P4 en lame cuticulaire simple, sans support. Ala caudale avec une forte encoche ronde la divisant en deux lobes ; une lame cuticulaire antérieure joint la base des scapus des cirres médians internes. Clavas secondaires à lobes médians joints. Cuticule dorsale ponctuée par des piliers formant un réseau étoilé sous l'épicuticule. Soies coxales présentes, celles sur P1 étant les plus longues. Organe sensoriel de P4 effilé et coudé. Pédoncule digitaux sans doigts externes. Griffes internes avec épines accessoires, griffes externes avec uncus en aviculaire, typiques du genre. Conduits génitaux des réceptacles séminaux en forme de S dont l'ouverture est équidistante du gonopore et de l'anus. Poches à bactéries présentes dans la tête.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *stellatus* = étoilé, rappelant les piliers de la cuticule.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AR 643 ; paratype : une femelle adulte, MNHN AR 653.

LOCALITÉ-TYPE : Tiahura, pente externe de la barrière corallienne, prof. 32 m, 149°50'70" W-17°29' S, île de Moorea, Polynésie. Coll. J. GRELET.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Le corps ovoïde mesure 190 μm de long sur 120 de large, à la hauteur de l'insertion P2, P3, alae exceptées. La tête (83 μm de large) est nettement séparée du corps par une constriction (68 μm). La cuticule dorsale est ornée de faibles mamelons sous lesquels s'observent des piliers d'où partent des formations en étoile (fig. 5, C) ; bien visibles le long des dépressions en regard de l'insertion des pattes, ils sont absents de la partie creuse de ces plis. Alae larges, les antéro-latérales (larges de 40 μm) s'étendant jusqu'à P3 et chevauchant légèrement les postéro-latérales munies d'une large encoche arrondie. Ala caudale bilobée, large de 55 μm . Les alae se forment directement à partir de la cuticule dorsale et ne sont pas munies de caestus. La lame cuticulaire ou « ala frontale » s'élève de 10 μm entre les cirres médians internes.

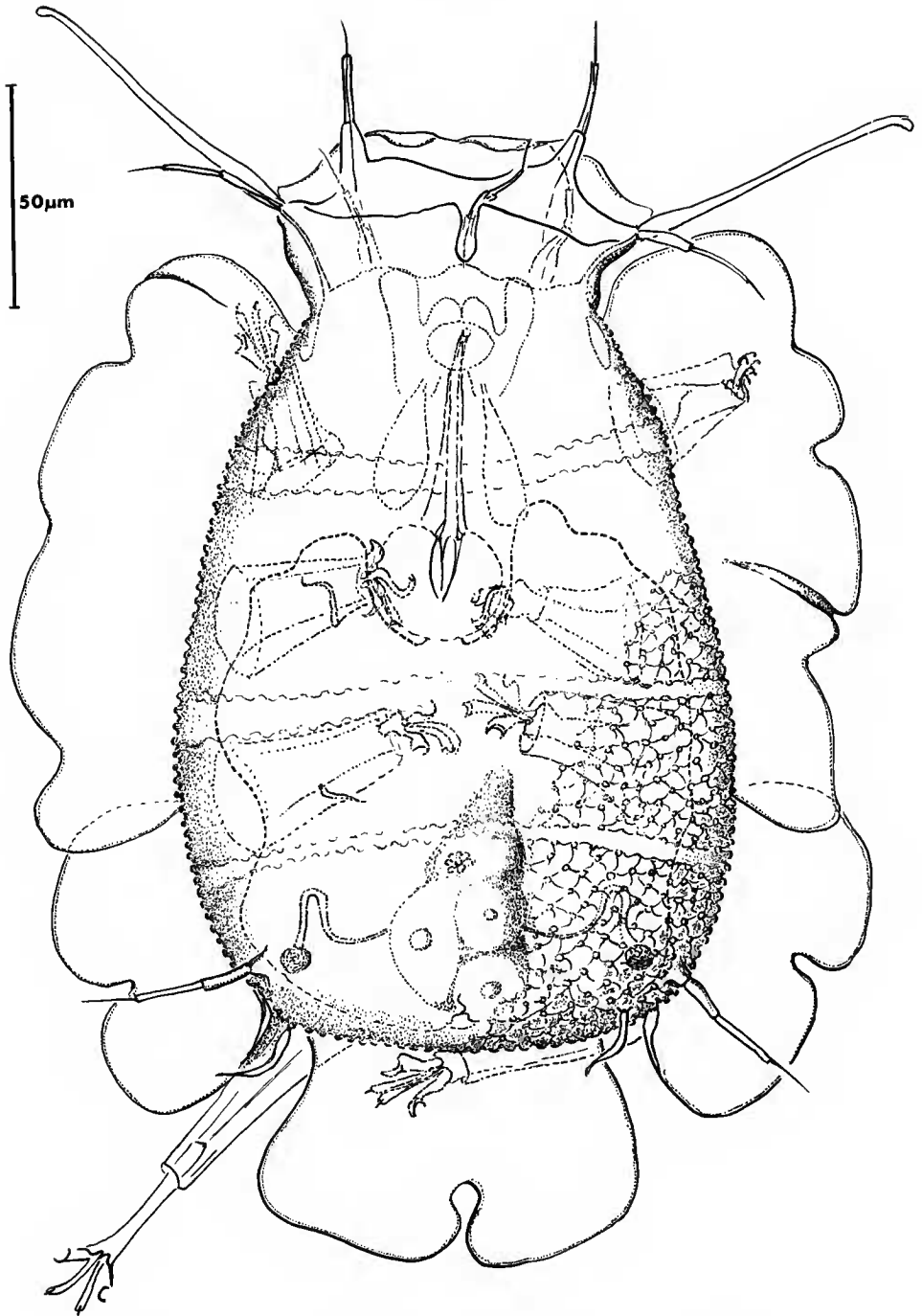


FIG. 4. — *Floractus stellatus* n. sp. : holotype, femelle, vue dorsale.

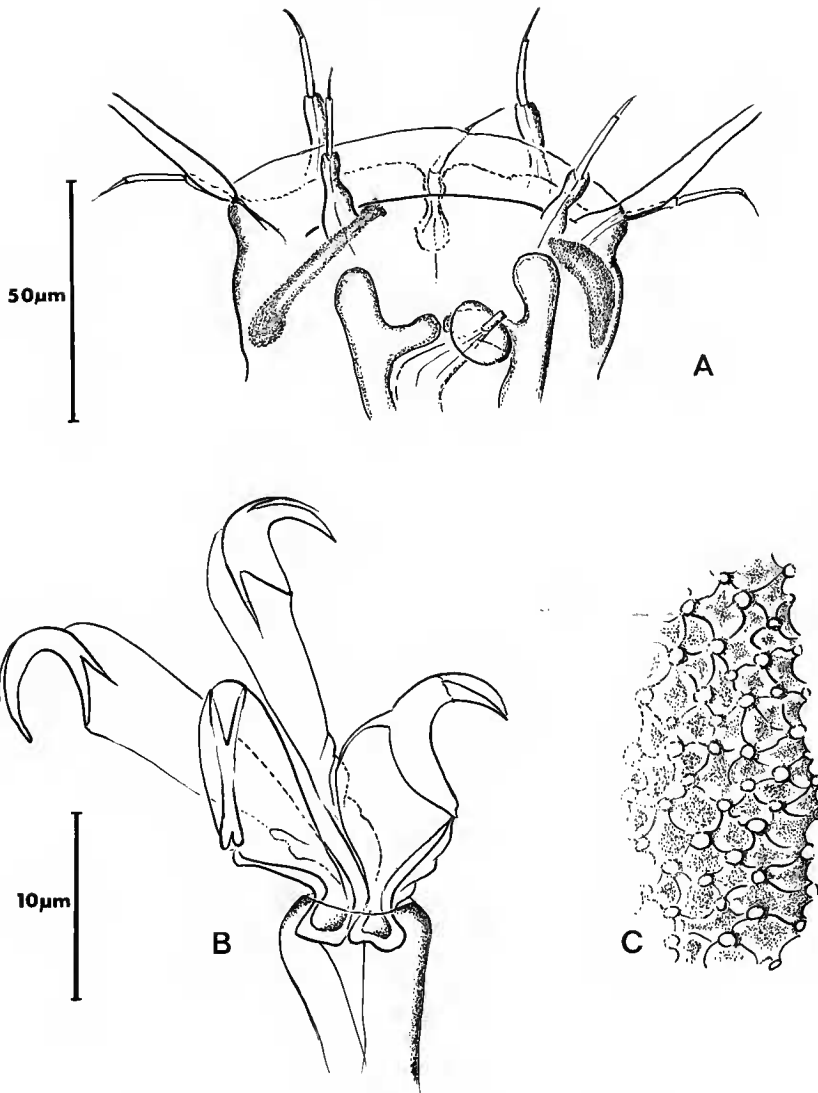


FIG. 5. — *Florarctus stellatus* n. sp. : paratype, femelle; A, vue ventrale de la tête, vésicules à matériel bactérien de part et d'autre des clavus secondaires; B, doigts de la P4; C, structure de la cuticule (bord latéro-dorsal).

A l'exception des clavus et des organes coxaux, tous les cirres sont issus d'un cirrophore plus ou moins élevé et comprennent scapus, flagellum et filament terminal. Leurs mesures sont données à la suite de la longueur totale : cirre médian, inséré légèrement en arrière de la bordure frontale : $22\mu\text{m}$ (10, 10, 2); cirres médians internes faisant saillie au-delà de l'ala frontale : $40\mu\text{m}$ (12, 19, 9); cirres médians externes implantés nettement sur la face ventrale : $32\mu\text{m}$ (12, 14, 6); cirre A, issu du même socle que celui de la clava ($66\mu\text{m}$) porteuse d'un

organe de Van der Land à sa base : $32\mu\text{m}$ (10, 17, 5). Un organe de Van der Land est également présent parmi les organes sensoriels pédieux ; ces soies mesurent 20, 14 et $12\mu\text{m}$ respectivement sur les trois premières paires de pattes. Sur la dernière, la papille ($20\mu\text{m}$) est cousée dans sa partie distale. Le cirre E est identique par la forme et la taille au cirre A, et inséré nettement au-dessus de la P4. Les clavas secondaires, présentes autour du cône buccal, forment deux lobes latéraux situés sous l'insertion des cirres médians externes et deux lobes médians se rejoignant en avant de la bouche.

Les pattes présentent tous les caractères liés au genre : fémur et tibia télescopiques, tarse portant les crochets proximaux des pédoncules des doigts externes. Ceux-ci, plus courts que les doigts internes, ont des griffes avec uncus aviculaire et calcar externe. Celui-ci est présent aussi sur les griffes simples avec épine accessoire des doigts internes (fig. 5, B).

Morphologie interne : Le tube buccal rectiligne ($48\mu\text{m}$) s'ouvre dans un bulbe ovale (diamètre : 30 et $21\mu\text{m}$) avec trois apophyses lamellaires de $18\mu\text{m}$ de long. Stylets de $50\mu\text{m}$, sans supports. Estomac à diverticules peu marqués et larges cellules. Anus en fente trifide et ondulée. Ovaire antérieurement très étroit, au niveau des P2, s'évasant au-dessus de P4 et contenant trois ovules. Gonopore en rosette, antérieur à l'anus, distant de $20\mu\text{m}$ des ouvertures des conduits génitaux ; ceux-ci très effilés distalement, s'élargissant pour former un S et rejoindre les vésicules séminales sphériques (diamètre : $6\mu\text{m}$) où s'observent des pelotons de spermatozoïdes flagellés.

DISCUSSION

La nouvelle espèce appartient incontestablement au genre *Florarctus* par la présence de griffes externes composées et de griffes médianes simples, ainsi que par des clavas secondaires dont les lobes médians sont joints comme chez la plupart des espèces du genre. Cependant, l'aspect de la cuticule fortement ponctuée pourrait la rapprocher du genre *Wingstrandarctus* dont c'est l'une des caractéristiques majeures, bien qu'une morphologie semblable se constate aussi chez *Fl. cinctus* Renaud-Mornant, 1976, et *Fl. acer* n. sp. Le fait que *Fl. stellatus* n. sp. ne possède pas de caestus lui confère de fortes affinités avec *Fl. hulingsi* Renaud-Mornant, 1976, dont il se distingue par la structure de sa cuticule ; celle de *Fl. hulingsi* présente une épicuticule lisse où les piliers ne sont pas visibles, tout au moins en microscopie optique. De plus, chez cette dernière espèce, les vésicules à bactéries sont absentes (RENAUD-MORNANT, 1976 ; KRISTENSEN, 1984). Les mâles demeurant inconnus chez la nouvelle espèce, l'existence d'un dimorphisme sexuel semblable à celui décrit chez *Fl. hulingsi* n'a pu être élucidée.

Florarctus asper n. sp.

(Fig. 6, 7, 8)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec griffes externes composées munies d'une partie distale en forme d'aviculaire. Assortiment complet d'alaes y compris une frontale reliant les cirres médians internes. Expansions alaires antéro-latérales s'étendant jusqu'aux P3, et soutenues par deux forts caestus composés d'un grand piquant dans un fourreau épicuticulaire et cinq paires de caestus plus petits, en forme d'épines. Alae postéro-latérales fortement échanrées, munies d'un grand caestus avec fourreau et piquant, et deux

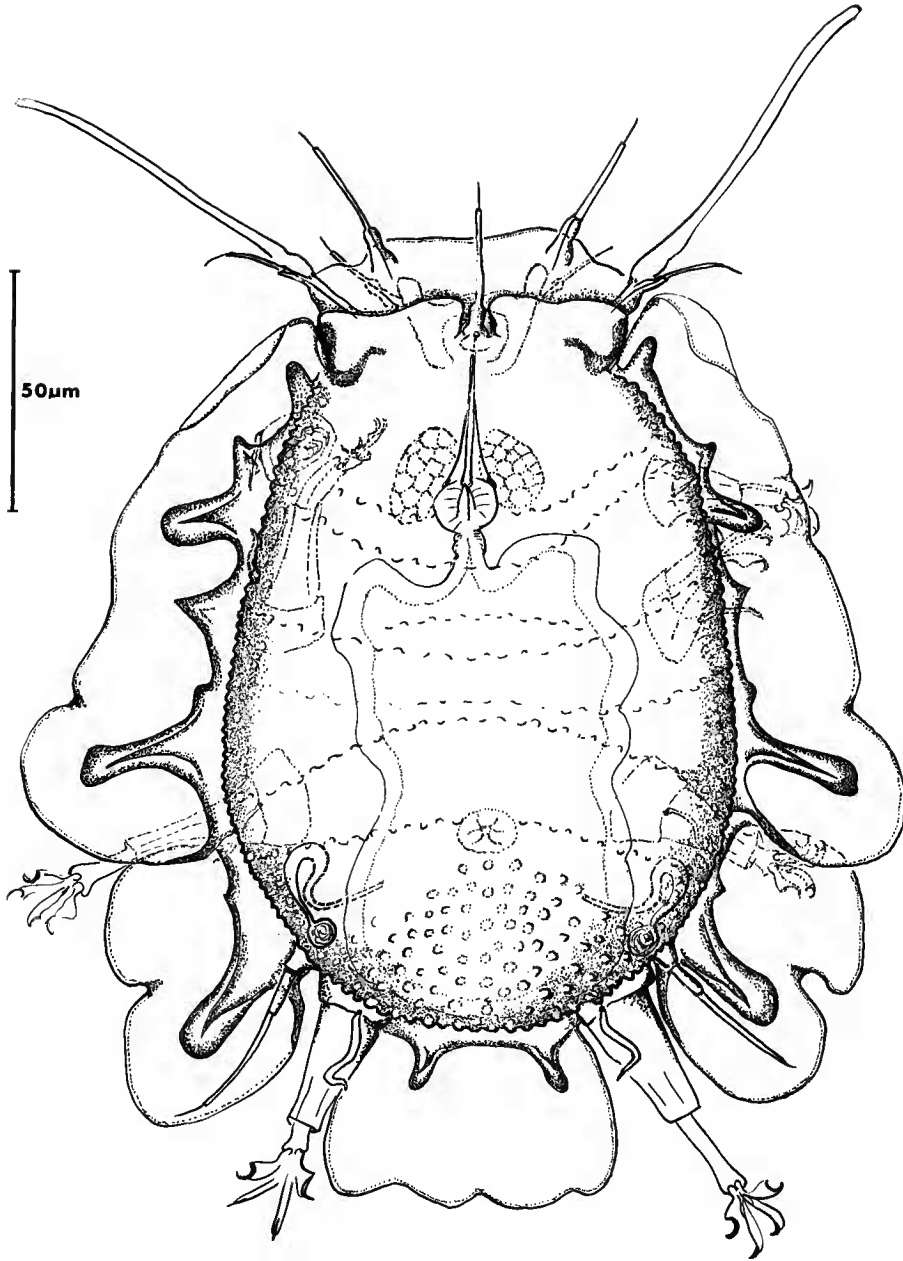


FIG. 6. — *Florarctus asper* n. sp. : holotype, femelle, vue dorsale.

caestus secondaires. Ala caudale à deux caestus principaux et trois échancrures de faible taille. Cuticule dorsale fortement et régulièrement ponctuée dans la région du tronc par des piliers formant des mamelons. Organes céphaliques sensoriels classiques du genre, avec clavas secondaires jointes. Soies coxales de taille semblable, sauf celle sur P4, plus longue et recourbée en sa partie distale. Bulbe buccal de faible diamètre. Vésicules contenant des bactéries situées de part et d'autre de la tête.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *asper* = ciselé, rappelant la configuration des caestus.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AR 543; allotype : un mâle adulte, MNHN AR 542; paratypes : 8 femelles adultes, 1 juvénile, MNHN AR 540, AR 542, AR 545; 5 mâles adultes, MNHN AR 452b, AR 545b.

LOCALITÉ-TYPE : Récif Aboré fond du lagon, sable corallien, prof. 3 m, côte Sud, Nouvelle-Calédonie, 166°29' E-22°28' S. Coll. B. THOMASSIN (1981).

AUTRE MATÉRIEL : Un mâle préadulte, MNHN AR 576 : Récif Maître, platier, côte Sud, Nouvelle-Calédonie, coll. B. THOMASSIN, 1981. Deux mâles, MNHN AR 646, AR 648, et deux femelles, MNHN AR 647, AR 651 : Moorea, Tiahura, îles de la Société, Polynésie, 149°51'30" W-17°30' S, coll. Y. GRELET.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Le corps ovoïde mesure 180 μm de long sur 108 de large à la hauteur de l'insertion P2-P3, largeur des alae exceptée. La tête trapue (68 μm de large) est séparée du corps par une faible constriction (62 μm). La cuticule dorsale (tête et sillons à hauteur des trois premières paires de pattes exceptés) présente une surface régulièrement mamelonnée par la saillie des piliers situés grossièrement en quinconce. Une lame cuticulaire, ou ala frontale de 11 μm de haut, réunit les cirrophores des cirres médians internes; en arrière, un bourrelet cuticulaire s'étend dorsalement de part et d'autre du cirre médian impair pour rejoindre les cirrophores des clavas primaires. Les mesures des appendices céphaliques incluant celles des scapus, flagellum et filament terminal sont les suivantes : cirre médian impair : 30 μm (9, 18, 3); cirres médians internes : 38 μm (11, 20, 7); cirres médians externes : 25 μm (7, 15, 3); cirre A : 25 μm (8, 14, 3). La clava primaire (76 μm) porte un organe de Van der Land à sa base. Les clavas secondaires (30 μm de haut) présentent des branches médianes jointes au-dessus de la bouche. Un épaissement continu de la cuticule dorsale est présent à la naissance des alae. Les latérales sont au nombre de deux paires. L'antérieure, s'étendant jusqu'à l'insertion de P3, possède cinq caestus en forme d'épine de taille inférieure aux deux autres caestus, composés d'une pointe enrobée dans un fourreau lâche, allongé distalement. Ces dernières formations mesurent respectivement 18 et 28 μm , l'ala à sa base ayant une largeur de 45 μm . Les alae latéro-postérieures portent un gros caestus à fourreau (32 μm) et deux épines de taille très inégale. Ces expansions aliformes sont bilobées et atteignent 50 μm de largeur, ainsi que l'ala caudale. Celle-ci possède trois échancrures et deux caestus de moindre importance (15 μm). Le cirre E est porté par un cirrophore de 6 μm (8, 23, 9); son scapus, étroit et cylindrique, est séparé du cirrophore portant l'organe de Van der Land par un anneau isolé et bien délimité (fig. 8, B).

Les pattes sont du type *Florarctus*, avec doigts internes plus longs et porteurs de griffes à épines accessoires et faible calcar externe. Les griffes externes composées, avec uncus en aviculaire, sont portées par des doigts plus trapus dont le pédoncule se recourbe en crochet dans le tarse. Présence d'une pièce dorsale le long du tibia ou « triquetrum » (fig. 7, A, B). Les

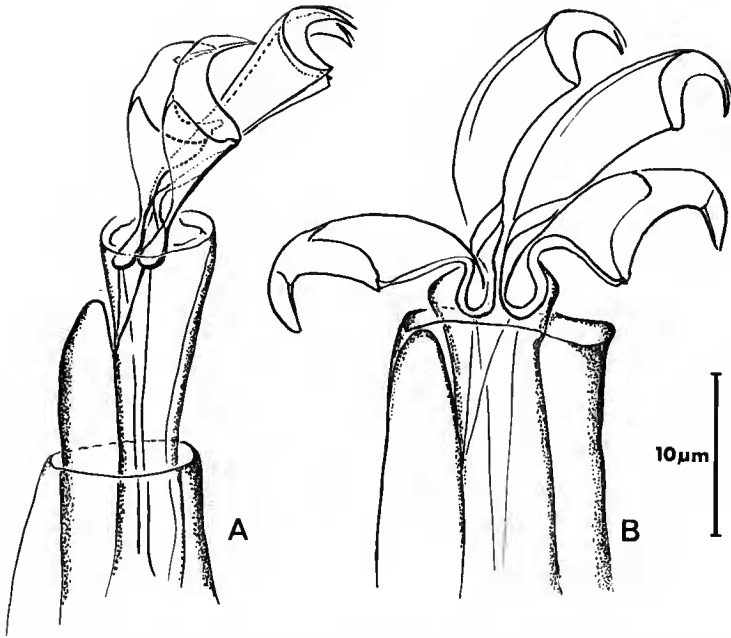


FIG. 7. — *Florarctus asper* n. sp. : A, patte vue de profil avec triquetrum ; B, patte vue de 3/4, pédoncules pédieux.

soies coxales sensorielles sur les trois premières paires de pattes mesurent 12, 14 et 15 μm respectivement. La papille P4 est sinusoïde (20 μm) avec organe de Van der Land à la base du scapus.

Morphologie interne : Deux vésicules formant un V avec branches de 12 μm et contenant vraisemblablement des bactéries (1 μm) s'étendent des bords extérieurs de la tête vers la bouche. Le tube buccal est étroit, long de 36 μm , flanqué de stylets sans supports, avec glande de dimension réduite. Le bulbe est de petite taille (diamètre : 12 μm), avec trois petites apophyses en lame ; lui font suite un œsophage massif et un intestin à lobes antérieurs atteignant la région céphalique. Anus en fente trifide ondulée. L'ovaire dorsal est bordé latéralement par les vésicules séminales situées au-dessus de l'insertion des P4 et où s'observe du sperme flagellé enroulé en peloton. Les conduits ou vagins, nettement plus larges dans leur partie proximale en U, s'affinent vers les pores s'ouvrant à 23 μm du gonopore en rosette.

DESCRIPTION DE L'ALLOTYPE MÂLE

Plus petit que la femelle (120 μm de long sur 80 de large), son dimorphisme sexuel secondaire se manifeste au niveau de la taille des clavus (80 μm) ; les caestus, alae et autres appendices céphaliques et pédieux sont proportionnellement semblables dans les deux sexes, avec les mesures suivantes : cirre médian : 28 μm (7, 15, 5) ; cirres médians internes : 30 μm (9, 18, 3) ; cirres médians externes : 21 μm (6, 12, 3) ; cirre A : 20 μm (5, 11, 4) ; cirre E : 39 μm (9,

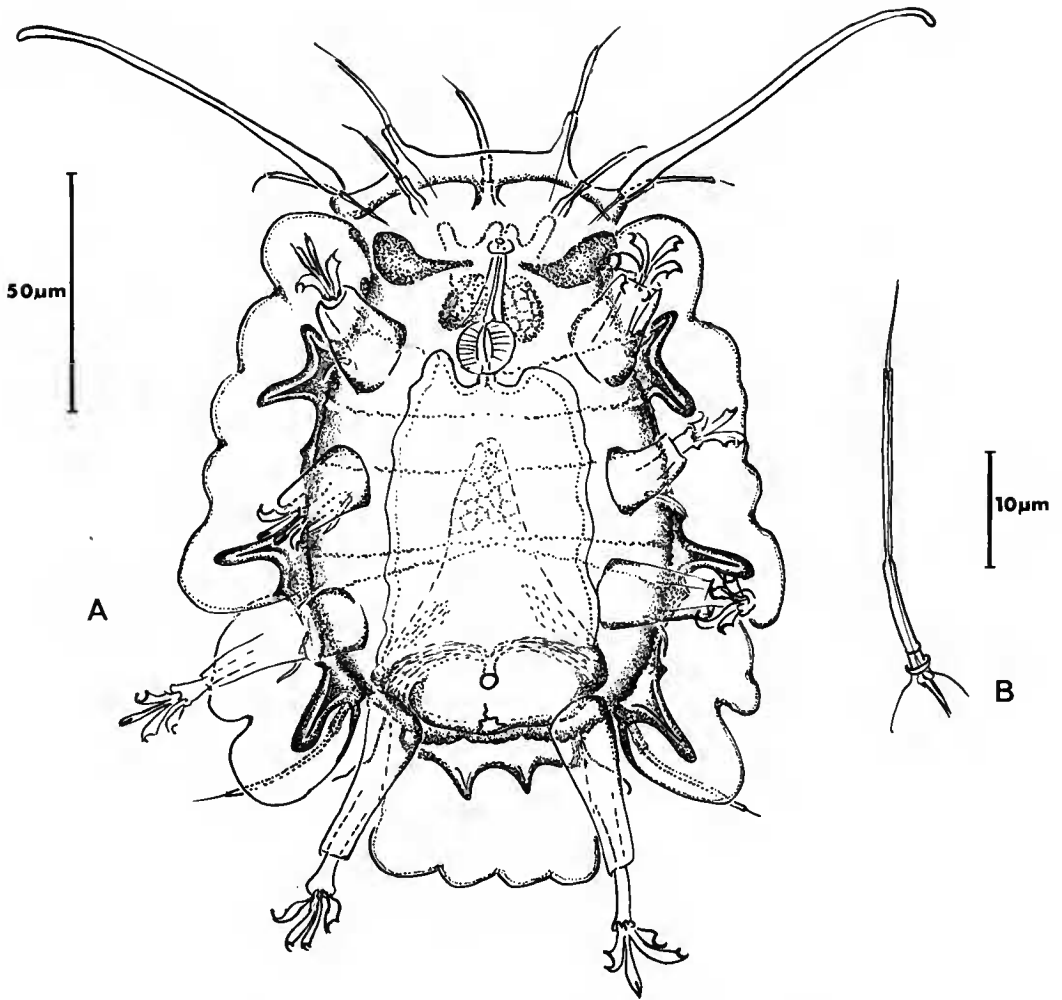


FIG. 8. — *Florarctus asper* n. sp. : allotype, mâle; A, vue ventrale; B, cirre E.

21, 9); soies pédieuses P1, P2, P3 : 11 à 12 μm ; papille P4 : 15 μm . Caestus avec fourreau : 12 et 17 μm pour les alae antéro-latérales, 21 μm pour les postéro-latérales et 10 μm pour l'ala caudale.

Le tube buccal est court : 17 μm ; les stylets mesurent 18 μm . Deux vésicules piriformes contenant vraisemblablement des bactéries symbiontes s'étendent latéralement de part et d'autre de la bouche, avec orifices vers le cône buccal.

Le testicule s'étend dorsalement avec un apex atteignant le repli situé entre les P1 et P2. Les spermatoctes sont situés au centre de la glande triangulaire et de nombreux spermatoctes en forme de « grain de blé » s'observent à la périphérie. Dans la partie postérieure, ces

éléments se rassemblent, contournent l'intestin dans des spermiductes qui se rejoignent ventralement en un seul conduit s'ouvrant par un pore arrondi, situé à $4\mu\text{m}$ au-dessus de l'anus.

DISCUSSION

Cette nouvelle espèce se classe sans difficulté dans le genre *Florarctus* par la présence de griffes externes composées. Par la structure mamelonnée de sa cuticule dorsale, elle est apparentée à *Fl. cinctus* et *Fl. acer* n. sp., mais elle diffère de la première par la forme plus complexe de ses caestus et de la seconde par une disposition des mamelons postérieurs non alignés. Le fourreau recouvrant les plus grands caestus de *Fl. asper* n'est pas sans rappeler la morphologie en « doigt de gant » rencontrée chez *Fl. vulcanius* Renaud-Mornant, 1987, et *Fl. salvati* Renaud-Mornant et Delamare Deboutteville, 1965; mais, chez ces deux dernières espèces, les épines sous-jacentes sont absentes et les caestus caudaux sont différents. Quant aux caestus qui sont présents chez *Fl. glareolus* Noda, 1987, leur analyse trop peu poussée dans la description originale (NODA, 1987 : 324, fig. 1) ne permet pas actuellement de comparaison valable.

Florarctus acer n. sp.

(Fig. 9, 10, 11)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec cuticule antérieure découpée par une échancrure médiane, cuticule dorsale avec ponctuation plus forte et arrangée en ligne sagittale postérieurement. Six alae présentes, y compris l'antérieure. Caestus bifides avec pointes acérées sous les alae latérales et caudales. Clavas secondaires accolées antérieurement. Des paires de vésicules céphaliques latérales avec symbiontes (bactéries) peuvent être présentes. Doigts internes plus longs, porteurs de griffes avec épine accessoire. Doigts externes avec pédoncule en crochet et griffes à uncus distal faiblement découpé en aviculaire, et avec calcar externe. Organe sensoriel sur P4 incurvé en S. Conduits génitaux femelles en double S.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *acer* = pointu, rappelant la forme caractéristique des caestus.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN AV 379; paratypes : cinq femelles, MNHN AV 377, AV 380 et AV 382; un juvénile, MNHN AV 378.

LOCALITÉ : Baie de Morlaix, France, $48^{\circ}46'6''\text{N}$ - $04^{\circ}00'7''\text{W}$, prof. 25 m. Coll. R. M. KRISTENSEN, juillet 1985.

AUTRE MATÉRIEL : Une femelle adulte, MNHN AR 153 : Roscoff, intertidal, coll. J. RENAUD-MORNANT, mars 1979. Un juvénile ($\sigma^?$), MNHN AV 384 : Roscoff, sable à *Dentalium*, coll. R. M. KRISTENSEN, mars 1982.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie externe : Femelle avec corps hémisphérique, aplati ventralement, et tête démarquée du corps par une constriction. Le corps mesure $195\mu\text{m}$ de long sur 135 de large sans compter les alae. La cuticule dorsale formant trois replis à la hauteur des pattes est

fortement ponctuée de mamelons disposés en quinconce. Cette disposition devient linéaire et forme un éventail dans la partie postérieure du corps où les mamelons augmentent de taille. La cuticule ventrale est très finement ponctuée. Les alae, très translucides, larges de 20 à 40 μm , sont au nombre de cinq. Les antéro-latérales sont quadrilobées avec deux caestus bifides munis d'épines et un petit caestus intermédiaire. Les alae postéro-latérales sont bilobées avec un

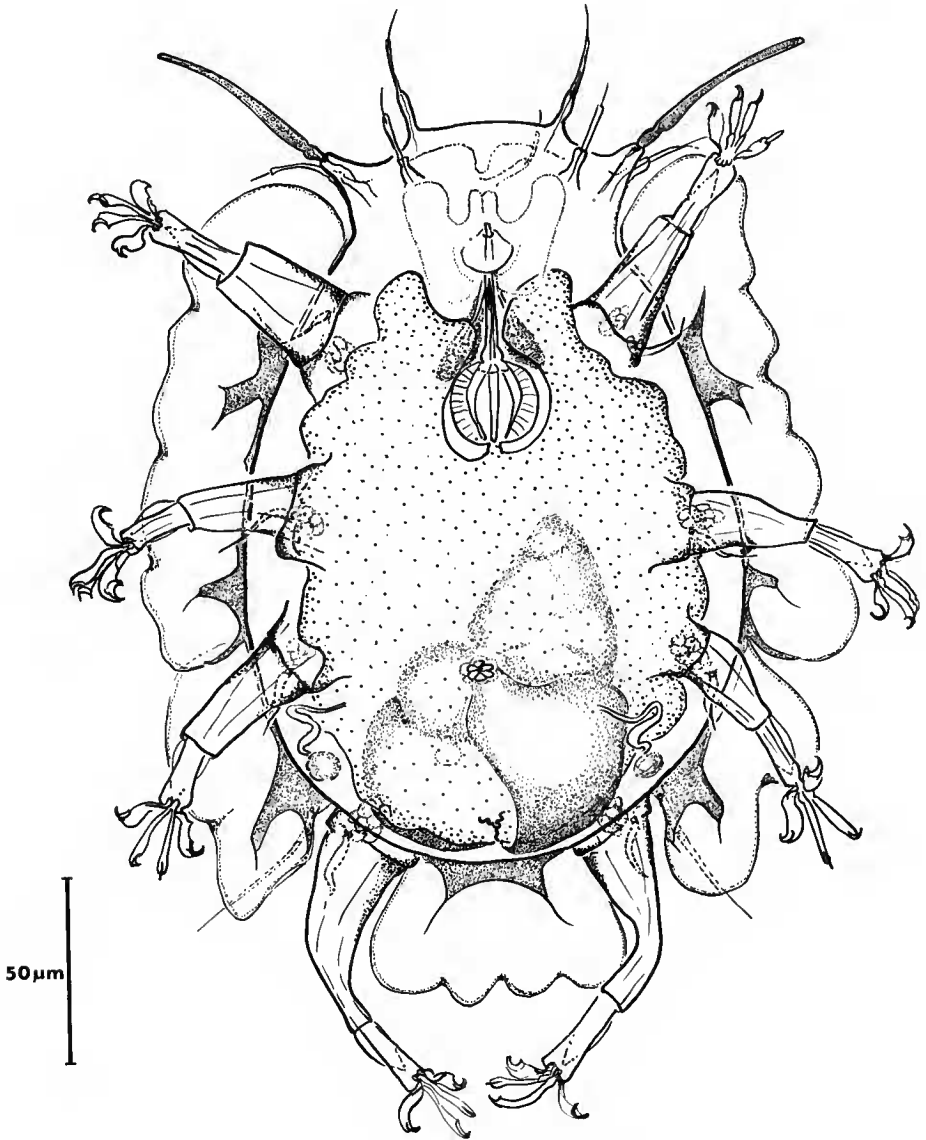


FIG. 9. — *Florarctus acer* n. sp. : holotype, femelle, vue ventrale.

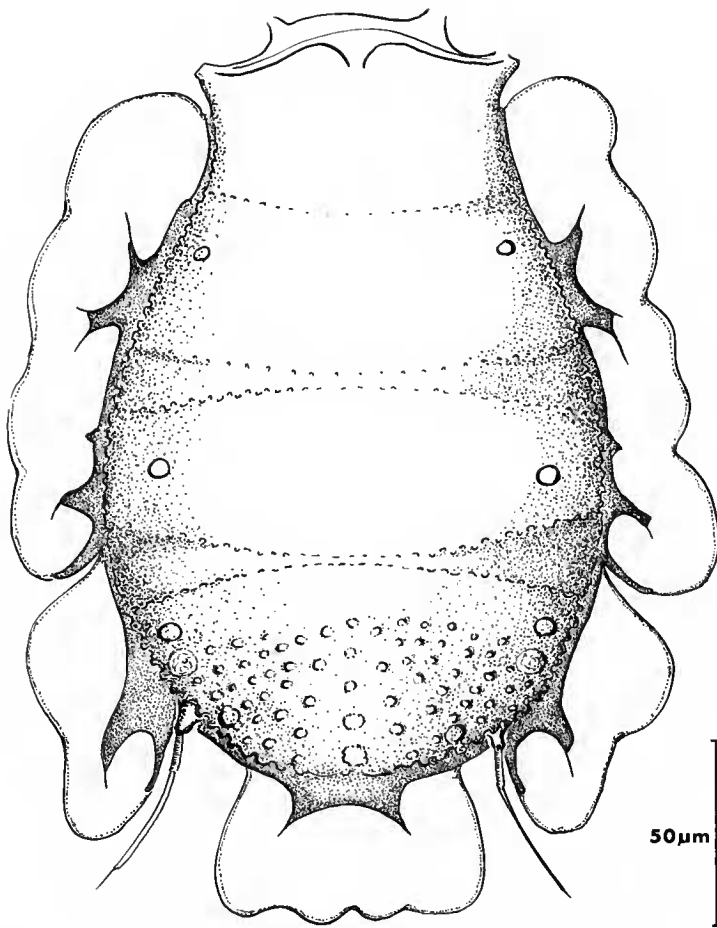


FIG. 10. — *Florarctus acer* n. sp. : holotype, femelle, vue dorsale montrant la configuration de la cuticule postérieure.

caestus dont la branche antérieure possède une épine. L'ala caudale est quadrilobée avec caestus bifide à deux prolongements en pointe.

Les cirres céphaliques comprennent un cirrophore de $3\mu\text{m}$, suivi de trois parties : un scapus en forme de gaine, un flagellum et une soie distale effilée. Les mesures sont les suivantes : cirre médian inséré nettement en arrière de la bordure frontale : $35\mu\text{m}$ (11, 15, 9); cirres médians internes, situés tout à fait frontalement : $33\mu\text{m}$ (7, 15, 11); cirres médians externes, insérés beaucoup plus en arrière, ventralement : $24\mu\text{m}$ (5, 14, 5). Les clavas secondaires sont accolées dans leurs parties antérieures médianes, et peu visibles postérieurement à la bouche. Cirres A, $34\mu\text{m}$ (9, 15, 10), et clavas ($52\mu\text{m}$) sont insérés sur des cirrophores de $3\mu\text{m}$ dont la base est commune. Un organe de Van der Land est présent à la base de la clava. Les autres organes sensoriels, les soies coxales, mesurent 20, 11, $9\mu\text{m}$, respectivement, sur les trois premières paires de pattes. Sur P4 une papille courte et effilée avec organe de Van der Land, mesure $15\mu\text{m}$. Cirre E, $43\mu\text{m}$ (12, 26, 5), avec scapus cannelé.

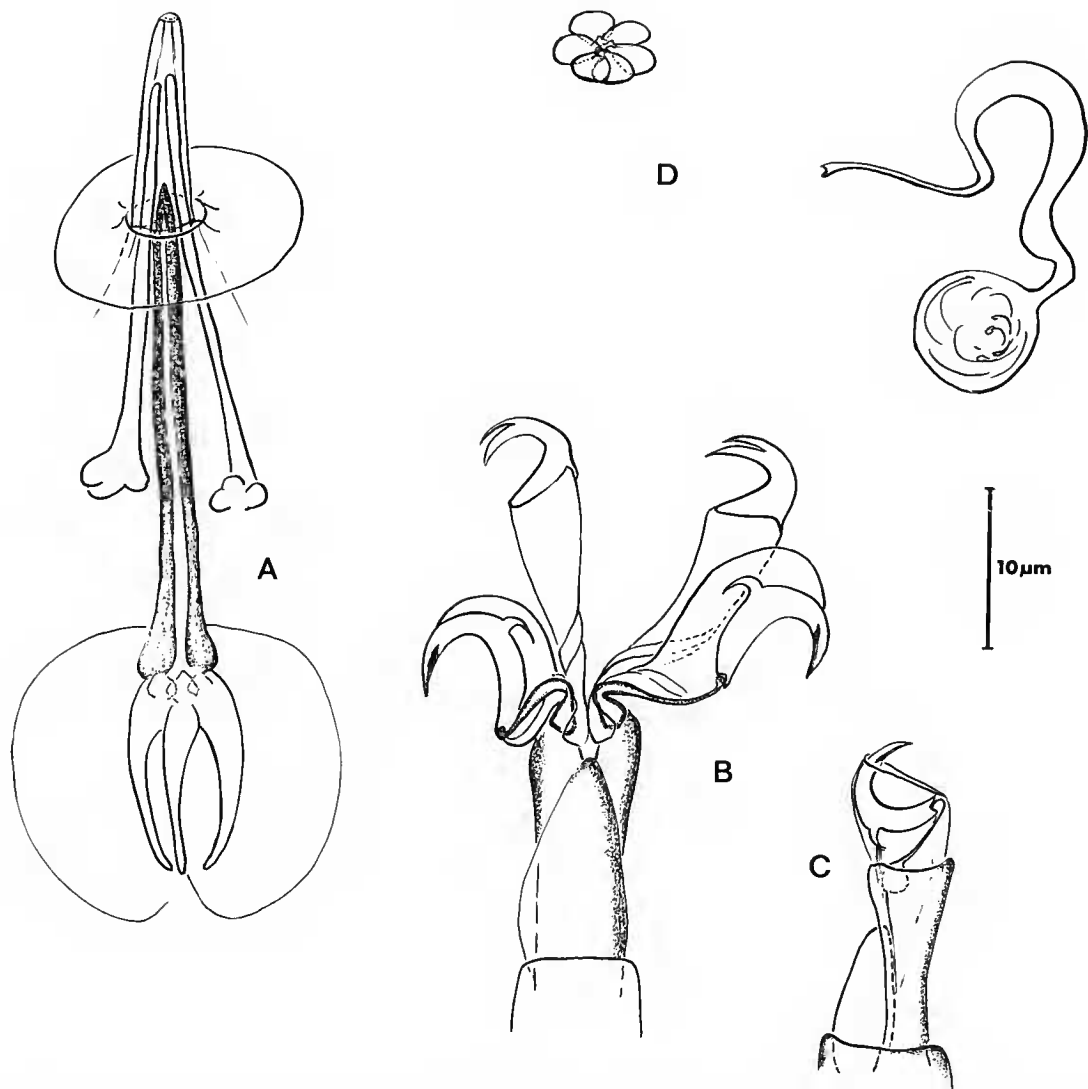


FIG. 11. — *Florarctus acer* n. sp. : A, appareil buccal; B, patte; C, doigt externe vu de profil; D, réceptacles séminaux et gonopore ♀.

Les pattes possèdent un tibia surmonté dorsalement d'une pièce conique ou « triquetrum » qui, avec le tibia peut se rétracter entièrement dans le fémur. Boucles des pédoncules des doigts externes présentes dans le tarse. Griffes des doigts externes avec calcar; l'encoche interne suggère un aviculaire rudimentaire. Les doigts internes plus longs que les externes, sans pédoncule mais avec replis spiralés et renflement proximaux, portent des griffes avec petit calcar externe et épine accessoire (fig. 11, B, C).

Morphologie interne : La plus grande partie de la cavité générale est de couleur verte due aux diverticules intestinaux remplis de matériel végétal. Le cerveau étiré en largeur présente un

protocérébron avec deux lobes frontaux. La bouche est située nettement en arrière du rebord frontal. Le tube buccal ($40\ \mu\text{m}$) est calcifié sur les trois quarts proximaux. Stylets ($33\ \mu\text{m}$) avec furcas trilobées. Le bulbe (diamètre : $20\ \mu\text{m}$) inclut les renflements du conduit buccal ainsi que trois apophyses simples (fig. 11, A). Glandes des stylets de taille réduite. Œsophage court et estomac sans diverticules marqués; anus en fente trifide ondulée. Des glandes pédieuses sont visibles en avant des coxas; d'autres glandes, de plus petite taille (diamètre : 3 à $4\ \mu\text{m}$), sphériques en position dorso-latérale, sont présentes à hauteur du cou et de l'insertion de chaque patte. Ovaire dorsal où s'observent plusieurs ovules et un œuf (diamètre : $45\ \mu\text{m}$) déjà engagé dans l'oviducte. Gonopore en rosette à six plaques; à $15\ \mu\text{m}$ de distance postérieurement s'ouvrent les canaux ou vagins en forme de S, rejoignant les réceptacles séminaux dorsaux contenant du sperme flagellé (fig. 11, D).

Chez un paratype juvénile MNHN AV 378 et un adulte MNHN AV 384 en provenance du sable à *Dentalium* de Roscoff, des vésicules contenant vraisemblablement un matériel bactérien ont été observées de part et d'autre de la tête. Ces individus, correspondant par tous les autres caractères à l'espèce décrite, lui ont été rattachés.

DISCUSSION

Les griffes externes à pièces aviculaires rudimentaires permettraient de situer cette espèce en position intermédiaire entre les genres *Wingstrandarctus* et *Florarctus*, si la présence de caestus bien délimités ne la rapprochait nettement du dernier genre. L'ala caudale est très semblable à celle de *Fl. antillensis* Van der Land, 1968, mais s'en différencie par la présence de caestus. Quant au caractère de la cuticule dorsale, fortement mamelonnée, il se rapprocherait de celui de *Fl. cinctus* et de *Fl. asper* n. sp. par son aspect général, mais s'en éloigne par la disposition particulière des mamelons postérieurs dorsaux.

La possession de vésicules à bactéries par certains spécimens roscovites n'apparaît pas comme un caractère discriminant valable. Leur présence peut être liée à l'état physiologique des hôtes qui sont capables de les vider, ou de s'en débarrasser lors des mues (KRISTENSEN, 1984); l'étude d'une population est donc obligatoire pour conclure.

II. CRITÈRES MORPHOLOGIQUES ET LIGNÉES ÉVOLUTIVES CHEZ LES FLORARCTINAE

L'adjonction de quatre espèces dans la sous-famille des Florarctinae apporte une vision nouvelle sur les lignées évolutives possibles à l'intérieur de ce groupe. Les taxons décrits ici peuvent être considérés comme des chaînons manquants dans ces lignées, notamment dans celle basée sur la morphologie des griffes, caractère jugé fondamental pour la systématique des Heterotardigrada (RENAUD-MORNANT, 1982; KRISTENSEN & HIGGINS, 1984). Les stades intermédiaires illustrés par ces taxons s'insèrent dans la série partant des griffes simples de *Wingstrandarctus intermedius*, pour aboutir à celles composées d'un article en aviculaire de *Fl. salvati*, par exemple. Leur insertion dans la série évolutive rend les coupures génériques moins

évidentes, les autres critères morphologiques étant basés sur des caractères n'ayant pas suivi une évolution parallèle. Les alae, par exemple, qui se trouvent en nombre égal aussi bien chez les genres *Wingstrandarctus* que *Florarctus*, mais néanmoins en un seul exemplaire chez *Ligiartus*, sans que les stades intermédiaires aient encore pu être découverts. Chez *Florarctus*, un variant du caractère alaire apparaît sous forme d'épines remplaçant l'ala caudale chez *Fl. heimi* et *Fl. cervinus* Renaud-Mornant, 1987, sans qu'il soit possible de savoir, à l'heure actuelle, s'il s'agit d'un caractère primitif se rapprochant des épines observées chez *Actinarctus lyrophorns* Renaud-Mornant, 1978, ou d'un caractère dérivé des caestus présents chez certaines espèces de *Florarctus*. Or, l'évolution de ceux-ci, bien qu'apparemment liée aux alae, est encore très problématique, leur étude détaillée ne faisant que débiter, au fur et à mesure des récoltes.

La morphologie mamelonnée de la cuticule dorsale due à la structure des piliers (KRISTENSEN, 1984) et à leur développement apparaît comme un caractère convergent présent chez des espèces considérées comme les plus spécialisées, et qui se retrouve dans de nombreux genres de la famille des Halechiniscidae : *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, *Raiarctus* Renaud-Mornant, 1981, et surtout *Actinarctus* Schulz, 1935.

En revanche, les appendices céphaliques sont remarquablement conservateurs dans l'ensemble de la sous-famille ; seul un variant portant sur l'extension de la branche médiane des clavas secondaires, les rendant jointives ou non (KRISTENSEN, 1984), pourrait être considéré comme un critère générique valable. L'appareil buccal dont la morphologie est peu utilisée dans la systématique des Arthrotardigrada apporte des éléments de valeur dans l'établissement d'une hiérarchie des caractères chez les Florarctinae. En effet, KRISTENSEN (1987) a montré que la présence de supports de stylets est un caractère plésiomorphe chez les Echiniscidea ; on peut donc supposer que l'évolution de ces pièces s'est accomplie dans le même sens chez les Arthrotardigrada, d'autant plus que ceux-ci pourraient être les ancêtres de ceux-là. C'est ainsi que dans le cladogramme des Florarctinae (RENAUD-MORNANT, 1987 : 370), *W. intermedius* porteur de supports de stylets et *Ligiartus* à supports rudimentaires sont placés parmi les genres présentant le plus grand nombre de caractères plésiomorphes, l'évolution des pièces se faisant ici en parallèle avec celle des griffes. Il est bien certain que l'appareil buccal est susceptible d'évoluer selon les possibilités trophiques du milieu et que celles-ci ont infléchi l'évolution des Halechiniscidae. Ceci étant particulièrement évident dans le processus d'acquisition de symbiontes. Ce caractère apomorphe semble lié à la possibilité pour la majorité des Florarctinae de coloniser les sables coralliens connus pour leur pauvreté en nutriments (KRISTENSEN, 1984). Ceci semble en contradiction avec la présence d'associations symbiotiques chez *Fl. acer* n. sp. en provenance de Roscoff, et vivant dans un milieu riche en ressources phytales. Mais il pourrait s'agir dans ce cas d'une réadaptation d'une espèce transfuge, phénomène déjà observé chez des Eutardigrades terrestres recolonisant le milieu marin (HALLAS, 1971 ; CRISP et KRISTENSEN, 1984).

L'étude globale de la morphologie des taxons décrits ici, ainsi que la répartition des espèces de Florarctinae viennent apporter des arguments en faveur de leur origine halechiniscienne. La morphologie des alae pourrait dériver de l'appendice caudal d'*Halechiniscus flabellatus* Grimaldi de Zio *et al.*, 1982, et celle des pédoncules pédieux de ceux des Styraconyxinae analysés par KRISTENSEN et HIGGINS (1984). Nombre de caractères apomorphes constatés chez les Florarctinae sont liés à la conquête des sables coralliens à partir desquels d'importants phénomènes de spéciations ont eu lieu (de nombreuses espèces appartenant à la sous-famille ne sont pas encore décrites ; KRISTENSEN, 1984 ; RENAUD-

MORNANT en prép.). Étant donné le nombre élevé de taxons en provenance de Madagascar et de Nouvelle-Calédonie, et la fréquence des spécimens récoltés aux Chesterfield, ou en Australie malgré le peu de prospections effectuées, il est possible de penser que les radiations évolutives se seraient effectuées à partir de la région indo-pacifique; cette hypothèse est renforcée par la vicariance des espèces malgaches et néo-calédoniennes (RENAUD-MORNANT, 1987), et le faible nombre d'espèces récoltées à Tahiti où la pauvreté en Florarctinae pourrait être due à l'isolement. La colonisation de la Méditerranée et des côtes Atlantique Est aurait pu avoir lieu par cheminement le long des rivages de l'ancienne Téthys. Malheureusement les principaux continents actuels, qui étaient en liaison avec la province néo-calédonienne, avant la fragmentation de la Pangée, n'ont pas encore été suffisamment prospectés pour leur faune de Tardigrades. Des recherches sur ces rivages doivent être accomplies avant que des hypothèses plus poussées puissent être émises.

Remerciements

Les récolteurs du matériel mis à notre disposition sont chaleureusement remerciés : Y. GRELET, R. M. KRISTENSEN et B. THOMASSIN; ainsi que M. N. HELLEOUËT pour son assistance technique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Les références des descriptions originales se trouvent dans la monographie suivante : RAMAZZOTTI, G., et W. MAUCCI, 1983. — Il phylum Tardigrada. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **41** : 1-1012.
- CRISP, M., et R. M. KRISTENSEN, 1984. — A new marine interstitial eutardigrade from east Greenland, with comments on habitat and biology. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **144** : 99-114.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO, M. R. MORONE DE LUCIA, R. VACCARELLA et P. GRIMALDI, 1982. — Quattro nuove speci di Halechiniscidea in due grotte sottomarine dell'Italia meridionale (Tardigrada : Heterotardigrada). *Cal. Biol. mar.*, **23** : 415-426.
- HALLAS, T. E., 1971. — Notes on the marine *Hypsibius stenostomus* complex, with a description of a new species (Tardigrada, Macrobiotidae). *Steenstrupia*, **1** : 201-206.
- KRISTENSEN, R. M., 1981. — Sense organs of two marine arthrotardigrades (Heterotardigrada, Tardigrada). *Acta zool., Stockh.*, **62** : 27-41.
- 1984. — On the biology of *Wingstraudarctus corallinus* nov. gen. et sp., with notes on the symbiotic Bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **145** : 201-218.
- 1987. — Generic revision of the Echiniscidea (Heterotardigrada), with a discussion of the origin of the family. In : Biology of Tardigrades. R. BERTOLANI (Ed.). Selected Symposia and Monographs. U. Z. I. Mucci, Modena, **1** : 261-335.
- KRISTENSEN, R. M., et R. P. HIGGINS, 1984. — Revision of *Styraconyx* (Tardigrada, Halechiniscidae), with descriptions of two new species from Diskö Bay, West Greenland. *Smithson. Contr. Zool.*, **391** : 1-40.
- NODA, H., 1987. — A new species of marine Tardigrada of the genus *Florarctus* (Heterotardigrada, Halechiniscidae) from Japan. *Publs. Seto mar. biol. lab.*, **32** : 323-328.

- RENAUD-MORNANT, J., 1967. — Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. *In* : Exp. Fr. Récifs Coral. Nouvelle-Calédonie. Ed. Fondation Singer-Polignac, Paris, **12** : 103-118.
- 1976. — Le genre *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965 en Méditerranée, description de deux espèces nouvelles (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 369, Zool. 257 : 325-333.
- 1979. — Tardigrades marins de Madagascar. I. Halechiniscidae et Batillipedidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **1**, section A, (2) : 257-277.
- 1982. — Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **4**, section A, (2) : 89-94.
- 1987. — Halechiniscidae nouveaux de sables coralliens tropicaux (Tardigrada, Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **9**, section A, (2) : 353-373.
- VAN DER LAND, J., 1968. — *Florarctus antillensis*, a new tardigrade from the coral sands of Curaçao. *Stud. Fauna Curaçao*, **25** : 140-146.